

**SUR L'ARILLE DES *MACOUBEA* ET LA CLASSIFICATION
DE LA SOUS-FAMILLE DES *TABERNÆMONTANOÏDÉES*
(APOCYNACÉES)**

par P. BOITEAU & C. SASTRE

RÉSUMÉ : Du fait de la présence d'un arille entourant ses graines, le genre *Macoubea* doit être transféré dans la sous-famille des *Tabernæmontanoïdeæ*. Pour la même raison la tribu des *Chilocarpeæ* doit également être rattachée à cette sous-famille. Trois tribus nouvelles : *Macoubææ*, *Woytkowskieæ* et *Voacangææ* sont décrites. Avec la tribu type des *Tabernæmontanææ*, cela porte à cinq le nombre des tribus constituant la sous-famille des *Tabernæmontanoïdeæ*.

SUMMARY : In view of its arillate seeds the genus *Macoubea* should be transferred to the subfamily *Tabernæmontanoïdeæ*, which should also include the tribe *Chilocarpeæ*. The three new tribes *Macoubææ*, *Woytkowskieæ* and *Voacangææ* are here described within that subfamily, now made up of five tribes when account is taken of the type tribe *Tabernæmontanææ*.

RESUMO : La presencia de arillo en la semilla del genero *Macoubea* justifica su integracion en la subfamilia de las *Tabernæmontanoïdeæ*. Por la misma razon la tribu de las *Chilocarpeæ* debe de ser incluida en esta subfamilia. Tres nuevas tribus son descritas aqui : *Macoubææ*, *Woytkowskieæ* y *Voacangææ*. Con la tribu de las *Tabernæmontanææ*, la subfamilia de las *Tabernæmontanoïdeæ* queda constituida hasta hoy por cinco tribus.

* * *

SUR LA PLACE SYSTÉMATIQUE DU GENRE *MACOUBEA*

La position systématique du genre *Macoubea* Aublet (1) au sein de la famille des Apocynacées pose de nombreux problèmes. Ce genre comporte deux espèces : *M. guianensis* Aublet et *M. sprucei* (Muell. Arg.) Markgraf.

Les botanistes qui ne connaissaient que ses fleurs le rangeaient immédiatement auprès des *Tabernæmontana* ou même au sein de ce genre. Il en a, en effet, les étamines caractéristiques. On sait que, dans cette sous-famille, les anthères peuvent comporter un appendice apical ou acumen, des appendices basaux appelés « queues » par PICHON et d'autres auteurs, et enfin des appendices naissant, chez certaines espèces, au point de contact du filet et de la nervure staminale, de part et d'autre de celle-ci et appelés « appendices des nervures staminales ». Pour éviter les confusions, nous appellerons les appendices basaux « queues » au sens de PICHON. Ici ces queues sont stériles et nettement divergentes. C'est pourquoi *Macoubea guianensis* a été nommé également *Tabernæmontana reticulata* DC. (2) et *T. aubletii* Pulle (9). MUELLER D'ARGOVIE (5) fait aussi du genre *Macoubea*

une simple section des *Tabernamontana* sous le nom de *Stenocephalum*.

Les systématiciens qui, par contre, n'étudiaient que son fruit, une grosse baie indéhiscente, à péricarpe comprenant une forte assise scléreuse (Pl. 1), tendaient à le ranger auprès des *Couma*, parmi les *Carisseæ*, donc dans la sous-famille des *Plumerioideæ*.

Dans la monographie qu'il a consacrée à ce genre, MONACHINO (4) ne tranche pas ce débat. Il écrit en effet :

“ *Macoubea* is considered as a member of the *Tabernaemontaneæ*, although allied to the *Carisseæ* with which it is linked through *Ambelania*. ”

PICHON a également longuement hésité à ce sujet. Dans un premier travail (6), il écrit :

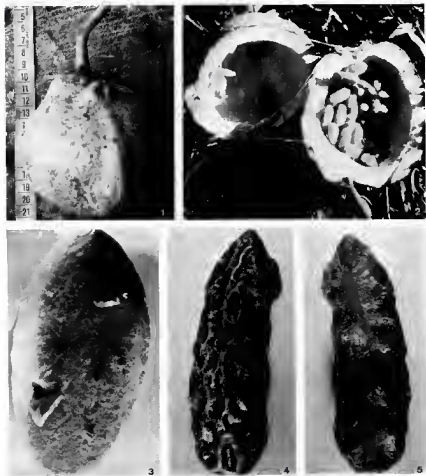
« Nos recherches ne sont pas encore assez avancées pour qu'il nous soit permis de juger quel est l'organe, androcée ou graine, dont les variations rendent le compte le plus exact des cloisonnements naturels. Nous ne saurions dire encore si *Ambelania*, *Neocouma* et *Macoubea* sont à laisser dans les Plumérioidées ou à transférer dans les Tabernamontanoïdées [...]. Le choix de la sous-famille, remis à plus tard, importe d'ailleurs peu, car les Ambélianiées paraissent être précisément les ancêtres des Tabernamontanoïdées et se rattacher, d'autre part, aux Plumérioidées primitives, jouant en quelque sorte le rôle d'une charnière par laquelle les Tabernamontanoïdées s'articulent sur les Plumérioidées. » Plus tard, PICHON (7) écrira :

« Nous sommes en mesure d'affirmer que seule la présence d'un arille à la graine peut définir clairement la sous-famille des Tabernamontanoïdées. »

Cette position est tout à fait conforme à celle de STAPF (10) qui distingua le premier les *Tabernamontanoideæ* en tant que sous-famille. Il semble en effet, de prime abord, être facile de décider si une graine a un arille ou non. Par contre, il existe toutes les transitions possibles entre les anthères présentant réellement des queues stériles (appendices basaux) et celles qui n'en ont pas; ces appendices peuvent être fort réduits chez des espèces qui appartiennent indiscutablement aux *Tabernaemontaneæ* proprement dites (certains *Ervatania* et *Pterotaberna*, par exemple). Il arrive même que, sans le moindre nodule à la base de la loge, celle-ci ne soit pas complètement fertile, sa fente de déhiscence n'en atteignant pas tout à fait le bas.

Si PICHON prit la position la plus conséquente en ce qui concerne les limites à donner aux *Tabernamontanoideæ*, il ne put malheureusement pas voir, sur le matériel dont il disposait, l'arille des *Macoubea*. Il en conclut que ce genre, et avec lui toute la tribu des *Ambelanieæ*, appartenaient aux *Plumerioideæ*. Nous verrons même que, par la suite, cette méconnaissance l'amena à ne plus distinguer qu'une simple tribu des *Tabernaemontaneæ* au sein des *Plumerioideæ*. Il abandonnait ainsi complètement la position de STAPF après l'avoir soutenue.

Or, la présence de l'arille chez les *Macoubea* ne peut échapper au chercheur de terrain. En effet, les autochtones ont coutume de consommer le liquide sirupeux qui se forme dans les fruits parvenus à maturité et de recracher les graines auxquelles l'arille reste adhérent.



Pl. 1. — *Macoubea sprucei* var. *paucifolia* ; 1 et 2, fruit indéhiscent ; à droite ouvert artificiellement (cliché SASTRE) ; 3, graine pourvue de son arille ; 4, testa intérieur, face dorsale ; 5, le même, face ventrale (Sastre 3061).

L'arille des *Macoubea* sur le frais (Pl. 1) est à la fois de consistance visqueuse et très adhérent et tenace. Il faut utiliser une poudre abrasive et frotter énergiquement les graines fraîches pour les débarrasser de leur arille. Mais, comme il a été dit, la pulpe du fruit proprement dite se lyse lors de la maturité. Ce liquide sirupeux restant dans le fruit indéhiscant entraîne peu à peu la décomposition de l'arille qui n'est plus visible sur le fruit longtemps conservé et encore moins sur le matériel d'herbier.

Les Indiens Witotos (Colombie amazonienne, rio Igará-Paraná) sont friands du sirop naturel des fruits de *Macoubea sprucei* var. *paucifolia* (Spruce ex Muell. Arg.) Monachino (4). L'un de nous (C.S.)¹ a pu constater que cette espèce, spontanée en forêt primitive sur terrains siliceux, est protégée; des sujets en sont même plantés près des villages avec *Poraqueiba sericea* (Olacacées). Par contre les Indiens apprécient peu les fruits de *M. sprucei* var. *sprucei*, plus petits et moins pulpeux. Du reste, pour eux, ce fruit est dangereux pour les jeunes mariés, tandis que le fruit de la var. *paucifolia* est recommandé pour les jeunes gens.

Sur un spécimen de *M. guianensis* conservé à Kew, Forest Direction 152 A, en provenance de Guyane Britannique, C. WILGRISS-ANDERSON a noté : « fruit has sweet edible syrup ».

DIFFÉRENCES DES ARILLES ET DES GRAINES ENTRE *MACOUBEA* ET *TABERNÆMONTANA*

L'arille des *Macoubea* entoure complètement la graine. Sa consistance est très visqueuse et il est incolore, ce qui n'est jamais le cas chez les vraies *Tabernæmontanae* à fruit déhiscant. Nous avons dit qu'il se détruit si bien qu'on n'en trouve pas trace dans le matériel conservé en herbier ou en carpothèque. Seuls les fruits recueillis avant maturité, dans un liquide conservateur, permettent l'étude de cet arille.

Quant à la graine proprement dite, il y a de profondes différences entre celle des *Macoubea* et celles des *Tabernæmontanae*. Comme l'a déjà signalé PICHON, la graine des *Macoubea* présente deux testas : un testa interne mince, membraneux, de couleur brun clair ou noisette, appliqué sur l'albumen mais s'en séparant aisément, et présentant une curieuse surface divisée en dépressions irrégulières, séparées par des élévations anastomosées en réseau (Pl. 1). Sur sa face ventrale, il présente un long sillon longitudinal à peu près aussi net que celui des *Tabernæmontana*. Le testa externe auquel adhère l'arille est au contraire dur, crustacé, lisse et brillant, d'un brun foncé presque noir. Le sillon ventral n'y apparaît jamais. L'embryon a des cotylédons très réduits et une radicule 10 ou 12 fois plus longue qu'eux.

Nous n'avons pu encore vérifier sur le matériel frais si le double testa correspond à la présence de deux téguments à l'ovule. On sait qu'un ovule unitegminé est de règle non seulement chez toutes les Apocynacées mais

1. R.C.P. 316 du C.N.R.S.

chez l'ensemble des *Contorta*. Le grand archaïsme du genre *Macoubea* expliquerait seul la présence très exceptionnelle d'un ovule bitegminé.

L'arille des *Tabernamontana* enveloppe aussi complètement la graine. Il est charnu mais non visqueux et toujours coloré en rouge ou rose. Lors de la déhiscence des fruits, il est le plus souvent rapidement dévoré par les insectes et d'autres animaux, depuis les fourmis jusqu'aux grandes roussettes frugivores. En herbier, cet arille se dessèche bien et devient alors membraneux, assez aisément disséquable.

La graine des *Tabernamontana* présente, comme celle de toutes les autres Apocynacées, un seul testa. Celui-ci est toujours pourvu d'un profond sillon ventral. Sur la face dorsale, il présente, suivant les genres, des cannelures plus ou moins marquées. L'albumen est ruminé. L'embryon a des cotylédons plans, bien développés, foliacées, avec au moins la nervure médiane distincte, parfois même les nervures latérales; la radicule ne dépasse pas 2 fois à 2 fois 1/2 la longueur des cotylédons.

LIMITES DE LA SOUS-FAMILLE DES *TABERNAMONTANOIDEÆ*

La présence indiscutable d'un arille chez les *Macoubea* oblige à revoir entièrement les limites attribuées par PICHON aux *Tabernamontanoideæ* et la classification de cette sous-famille.

Si l'on suit rigoureusement la définition de STAPP (10), il est hors de doute que les *Macoubea* doivent entrer dans la sous-famille des *Tabernamontanoideæ* puisqu'ils présentent à la fois des anthères caudées et une graine arillée.

Mais PICHON considère que les *Macoubea* forment avec les genres qu'il regroupe dans la sous-tribu des *Ambelaniinæ* : *Ambelania* Aublet, *Molongum* Pichon, *Rhigospira* Miers et *Neocouma* Pierre, une tribu très homogène des *Ambelanieæ*.

N'ayant pu encore vérifier sur le frais la présence ou l'absence d'un arille chez ces divers genres, il paraît prématuré de prendre position à leur égard.

Il existe dans l'herbier de Paris un échantillon d'*Ambelania acida* Aublet récolté par L. CL. RICHARD en Guyane; il est accompagné d'un bon dessin du fruit vu en coupe et d'un commentaire en français et en latin. Cet excellent observateur a noté que :

« Chaque graine est ovale, obtuse, comprimée, arrondie par les bords, presque plane d'un côté, par lequel elles sont attachées au moyen d'un petit point saillant au-dessus du centre, et convexes et un peu rudes de l'autre. »

Ce « petit point saillant » doit-il être considéré comme un arille très réduit? On ne dispose par ailleurs que de quelques graines de cette espèce fort anciennement récoltées par SAGOT. Sur les mieux conservées d'entre elles, on voit effectivement tout autour du hile, une petite surélévation en forme d'ombilic mais il est impossible, sur la seule vue de ce matériel, d'affirmer qu'il s'agit d'un arille réduit.

Il paraît donc sage, jusqu'à une meilleure connaissance de ce groupe, de ne rattacher aux *Tabernæmontanoideæ* que le seul genre *Macoubea*. Celui-ci occupe, comme il a été dit, une position suffisamment distincte par rapport aux *Tabernæmontaneæ* pour qu'on en fasse le type d'une tribu distincte :

Macoubeæ Boiteau & Sastre, *trib. nov.*

Arillus carnosus, viscosus, pallidus, lucidus. Fructus mericarpiis carnosis indehiscen-
tibus, strato lignoso manifesto. Antherarum loculi basi sterilibus appendicibus muniti.

Genre type : *Macoubea* Aublet (1).

Depuis les travaux de PICHON, on doit à WOODSON (12) la description du genre *Woytkowskia*. Ce genre américain présente des caractères extraordinaires : la graine est pourvue d'un arille; mais cet arille, qui entoure incomplètement la graine, reste sec et membraneux; le fruit est un double follicule linéaire-fusifforme, atteignant 20 cm de long, à péricarpe sec et mince, marquant nettement la transition vers le double follicule des *Alstoniæ*, alors que la graine est bien celle d'une *Tabernæmontanoideæ*. La fleur n'est pas moins étonnante. Les lobes de la corolle sont si profondément inclus dans le tube qu'ils donnent au bouton une forme concave, invaginée. Les anthères ont des queues stériles. L'appartenance aux *Tabernæmontanoideæ* est donc indiscutable. Elle a d'ailleurs été reconnue par WOODSON. Mais, là encore, les caractères sont suffisamment distincts de ceux des *Tabernæmontaneæ* pour qu'on érige ce genre monotypique en tribu nouvelle :

Woytkowskiaæ Boiteau & Sastre, *trib. nov.*

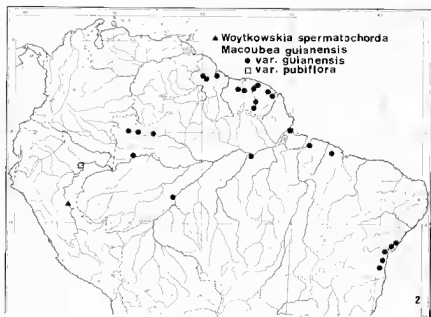
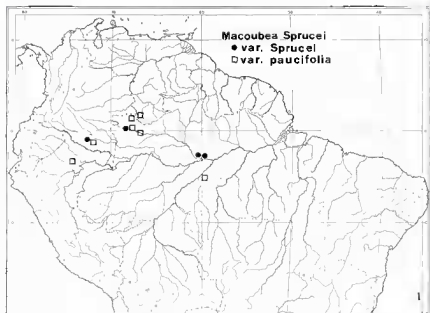
Semina cum arillo sicco papyraceo. Folliculi 2 lineari-fusifformes usque ad 20 cm
longi, pericarpo sicco, tenui. Lobi ante anthesin in ostium fere omnino inflexi; alabastrum apice
manifeste invaginatum.

Genre-type : *Woytkowskia* Woodson (12).

Ces faits donnaient à penser que toutes les *Tabernæmontanoideæ* primitives étaient des reliques spéciales à l'Amérique du Sud (Cartes 1 et 2).

Pendant, après que VAN STEENIS (11) ait décrit les très curieux fruits de son genre *Neokeithia*, originaire d'Indonésie, PICHON (8) a considéré que, du fait de son arille et bien qu'il ait des anthères sans queues (appendices basaux), ce genre appartenait au groupe qui nous intéresse. Constatant qu'il ne pouvait diviser ce groupe en tribus, avec les limites qu'il lui avait imparties, en raison de sa très grande homogénéité, il avait été amené à en faire une simple tribu des *Tabernæmontaneæ* au sein des Plumérioidées. Il distingue alors de ce qu'il appelle la sous-tribu des *Tabernæmontaninæ*, une sous-tribu des *Neokeithinæ*.

Par la suite *Neokeithia conspicua* v. Steenis a été reconnu appartenir au genre *Chilocarpus* Blume, dont il ne constitue qu'un cas extrême par la longueur de ses fruits moniliformes. MARKGRAF (3) note très bien, pour l'ensemble de ce genre, l'existence d'un arille. On sait que le genre



Chilocarpus compte environ 25 espèces, dont la majorité en Indonésie, avec des représentants en Inde (Nilgherries), en Birmanie, en Thaïlande, au Viet-Nam, aux Philippines et en Nouvelle-Guinée.

L'arille des *Chilocarpus* est toujours incomplet, parfois réduit à une sorte de collerette rayonnée autour du hile et de la pointe du funicule. Notons que ce funicule charnu et court n'est pas sans rappeler celui des *Ambelania* tel que l'a dessiné L. Cl. RICHARD dans l'analyse du fruit dont il a été parlé plus haut. L'arille accumule chez les *Chilocarpus* des pigments jaunes et non plus rouges comme ceux des *Tabernæmontaneæ*. Les anthères des *Chilocarpus* ne présentent pas la moindre trace d'appendices basaux (queues). Il semble toutefois que la déhiscence des loges n'ait pas lieu tout à fait jusqu'à la base chez certaines espèces.

PICHON (7) a déjà distingué une tribu des *Chilocarpeæ* qu'il séparait des *Carisseæ* par le fruit charnu mais déhiscent, les graines portées par des funicules charnus et courts; des *Ambelanteæ* par l'absence d'appendices basaux aux anthères. Il semble légitime de transférer cette tribu dans les *Tabernæmontanoïdeæ* comme l'avait d'ailleurs fait PICHON (8) pour les espèces considérées alors comme distinctes sous le nom de *Neoketthia*.

Enfin, les pigments jaunes de l'arille qui caractérisent, comme il a été dit, les *Chilocarpeæ*, se retrouvent dans l'arille d'un genre considéré jusqu'ici comme faisant partie intégrante des *Tabernæmontaneæ* proprement dites, le genre *Voacanga*. L'aire de ce genre, beaucoup plus vaste que celle des *Chilocarpus*, recoupe néanmoins celle de ces derniers (Carte 3). Par ailleurs, les *Voacanga* se distinguent de toutes les vraies *Tabernæmontaneæ* par un calice rapidement caduc, se détachant par une fente annulaire à la base peu après l'anthèse.

Des *Chilocarpus*, les *Voacanga* se distinguent aussi par leurs anthères à appendices basaux très bien différenciés, leur ovaire à carpelles libres ou concrescents seulement à la base et leur clavoncule très évoluée, sculptée de cinq carènes longitudinales à coupe transversale étoilée, à collerette basale bien différenciée. De plus, leur fruit est apocarpe, à méricarpes globuleux, très charnus, sans assise lignifiée dans le péricarpe et tardivement déhiscent. Leur arille enfin, s'il accumule les mêmes pigments jaunes que chez les *Chilocarpus*, entoure complètement la graine à la différence de l'arille de ceux-ci.

Il paraît souhaitable, pour mieux refléter leur origine phylogénétique, d'ériger les *Voacanga* en tribu distincte des *Tabernæmontaneæ* au sens strict :

Voacangeæ Boiteau et Sastre, *trib. nov.*

Arillus carnosus, flavus, semem totum amplectens. Fructus carnosus mericarpiis liberis globulosis, tarde dehiscentibus. Calyx rapide basi circumscissilis. Antherarum loculi basi sterilibus appendicibus muniti.

Genre-type : *Voacanga* Dupetit-Thouars, Gen. Nov. Madag. : 10 (1806).

CLASSIFICATION DES *TABERNÆMONTANOIDEÆ*

On voit que la classification des *Tabernæmontanoideæ* justifie pour elles, comme le pensait STAPP, le rang de sous-famille.

Cette sous-famille comprend cinq tribus : *Woytkowskieæ*, *Macoubæ*, *Tabernæmontanæ*, *Voacangæ*, *Chilocarpæ*.

Les rapports entre ces cinq tribus sont résumés dans la clé suivante :

CLÉ DES *TABERNÆMONTANOIDEÆ*

1. Arille sec. Double follicule linéaire-fusifforme atteignant 20 cm de long. Lobes de la corolle profondément infléchis dans le tube; bouton floral concave au sommet, invaginé..... *Woytkowskieæ*.
- 1'. Arille charnu. Fruit non folliculaire. Lobes de la corolle infléchis ou non, mais bouton toujours convexe, non invaginé.
 2. Fruits indéhiscents. Arille incolore, visqueux. Anthères à appendices (queues) bien différenciés, divergents..... *Macoubæ*.
 - 2'. Fruits déhiscent, précocement ou tardivement. Arille charnu mais non visqueux, devenant membraneux après dessiccation, coloré. Anthères avec ou sans appendices basaux stériles.
 3. Fruits charnus, tardivement déhiscent, sans assise lignifiée différenciée. Arille entourant complètement la graine. Graines sessiles. Anthères à appendices stériles généralement bien différenciés.
 4. Arille rouge ou rose. Calice persistant..... *Tabernæmontanæ*.
 - 4'. Arille jaune. Calice précocement caduc après l'anthèse, se détachant en une seule pièce par une fente circulaire à la base.. *Voacangæ*.
 - 3'. Fruits déhiscent en deux valves, souvent moniliformes, à péricarpe pourvu d'une assise lignifiée. Arille réduit, n'entourant pas complètement la graine, jaune. Graines sur des funicules charnus, courts..... *Chilocarpæ*.

ÉVOLUTION ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES *TABERNÆMONTANOIDEÆ*

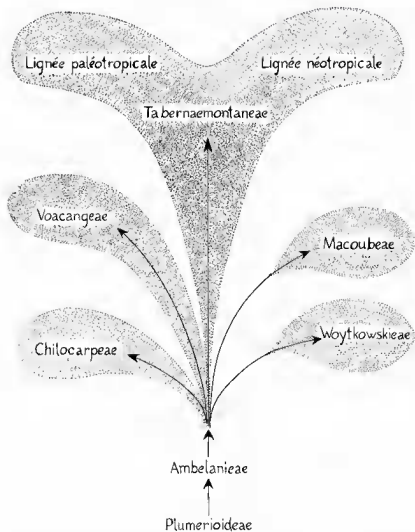
Les *Tabernæmontanoideæ* les plus archaïques ne subsistent de nos jours qu'en deux régions du monde éloignées l'une de l'autre :

1^o la région malaise : *Chilocarpæ*;

2^o l'Amérique méridionale : *Woytkowskieæ* et *Macoubæ*.

Elles ont un aspect relictuel, étant réduites, pour chacune de ces tribus, soit à un genre monotypique (*Woytkowskieæ*), soit à un genre ne comptant qu'un nombre relativement réduit d'espèces (*Macoubæ* et *Chilocarpæ*). Cependant, ceci n'autorise pas à dire qu'elles n'ont pas été autrefois présentes dans d'autres régions du globe.

Toutes ces *Tabernæmontanoideæ* primitives sont des arbres, des arbustes ou des lianes ligneuses, généralement incapables de se maintenir hors de la forêt tropicale de leur origine. Seuls les *Macoubea*, « protégés » sinon multipliés par l'homme depuis plusieurs millénaires, doivent à cette particularité leur survie en bordure de certains villages et même dans certains points de la forêt. On comprend qu'elles aient été éliminées partout où, sous l'influence des animaux puis de l'homme, les savanes prenaient le pas

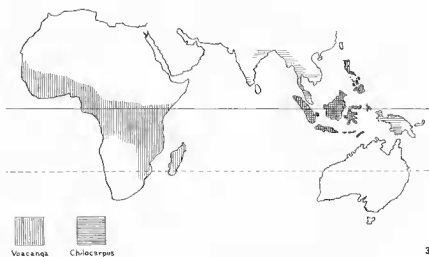


sur la forêt primitive, ce qui est le cas, contrairement à ce que l'on pense encore communément, pour la grande majorité de l'Afrique.

Il est plus curieux cependant que Madagascar ne compte aucune de ces *Tabernaemontanoideæ* primitives.

Par contre les *Voacangeæ* et surtout les *Tabernaemontaneæ*, plus récentes et moins exigeantes, ont occupé d'immenses régions du globe.

Les *Voacangeæ*, probablement à partir de leur centre d'origine malais, ont gagné Madagascar, l'Afrique tropicale entière et même une faible partie de l'Afrique sud-orientale au delà du tropique (Carte 3).



Les *Tabernaemontaneæ*, vraisemblablement dérivées des *Macoubeæ* américaines, ont gagné progressivement toutes les régions tropicales du globe. Certaines de leurs espèces, notamment dans les genres arbustifs : *Ervatamia*, *Hazunta*, sont même capables de passer à l'état subspontané dans les cultures ou de se comporter comme des adventices; c'est le cas, par exemple, d'*Ervatamia obtusiuscula* Markgraf aux Nouvelles-Hébrides ou de *Hazunta coffeoides* (Bojer) Pichon aux îles Comores. Ce groupe semble d'ailleurs s'être étendu à l'Europe elle-même à l'ère tertiaire; en effet, plusieurs feuilles fossiles décrites sous le nom collectif d'*Apocynophyllum* Unger¹ semblent pouvoir être attribuées à des *Tabernaemontaneæ*.

On ne peut exclure *a priori* l'éventualité que, dans l'avenir, d'autres ancêtres des actuelles *Tabernaemontaneæ* soient découvertes hors de l'aire américaine. Cependant dans l'état actuel des recherches, toutes les *Tabernaemontaneæ* américaines, africaines, asiatiques et océaniques paraissent dérivées d'une souche commune, très proche de ce que sont encore les *Macoubea*. Tout au plus peut-on penser que les espèces archaïques avaient un appareil stigmatique plus primitif, c'est-à-dire une clavoncule peu différenciée, non sculptée, sans dilatation basale, et des stigmates beaucoup plus importants, analogues à ceux qu'on trouve encore chez certaines espèces actuelles d'*Ambelania*.

A partir de ces *Tabernaemontaneæ* primitives se sont spécialisées deux lignées : une lignée néotropicale ayant donné naissance aux divers genres actuels de *Tabernaemontaneæ* américaines et une lignée paléotropicale : genres africains et asiatiques.

Le schéma résume l'ensemble des données concernant l'évolution et la phylogénèse des *Tabernaemontanoïdeæ*.

1. Genera et Species Plantarum fossilium, Vindobonæ : 433 (1850).

BIBLIOGRAPHIE

1. AUBLET, J. B. — *Plant. Guian.* 2, suppl. : 17 (1775).
2. CANDOLLE, A. DE. — *Prodr.* 8 : 366 (1844).
3. MARKGRAF, F. — *Blumea* 19 : 157 (1971).
4. MONACHINO, J. — *Lloydia* 8 (4) : 291 (1945).
5. MUELLER D'ARGOVIE *in* MARTIUS, *Flora Brasil.* 6 (1) : 86 (1860).
6. PICHON, M. — *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, n. ser. 24 : 117-118 (1948).
7. PICHON, M. — *ibid.* 27 (6) : 210 et 239 (paru 1949).
8. PICHON, M. — *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, ser. 2, 21 (3) : 375 (1949).
9. PULLE, A. A. — *Recueil Trav. Bot. Néerl.* 9 (2) : 157, Pl. 3 (1912).
10. STAPP, O. — *in* THYSELTON-DYER, *Flora Trop. Afr.* 6 (1) : 26 (1902).
11. STEENIS, C. G. G. J. VAN. — *Bull. Bot. Gard. Buitenzorg* 3 (17) : 407 (1948).
12. WOODSON, E. R. Jr. — *Annals Missouri Bot. Gard.* 47 : 74 (1960).

Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS
et Laboratoire associé du C.N.R.S. n° 218.